动 物 学 研 究 2013，Dec. 34(6): 564−573 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI:10.11813/j.issn.0254-5853.2013.6.0564

通过光谱与视觉模型研究动物体色

杨灿朝，梁 伟*

海南师范大学 生命科学学院，热带动植物生态学省部共建教育部重点实验室，海口 571158

摘要：体色是动物进行种内和种间信息交流的重要性状特征。与人类的三基色视觉系统不同，许多动物都具有四面体颜色系统，包括人眼无法探测的紫外光区域。动物体色是动物生态学中的一项重要研究内容，以人类主观角度对动物体色进行描述和分类，可能会导致研究结果的偏差，甚至得出错误结论。该文以赤红山椒鸟（*Pericrocotus flammeus*）为实例，通过分段光谱分析，对动物体色的色调、色度、亮度以及各波段的亮度进行量化；通过构建先进的动物视觉模型以考虑环境光线的影响和动物视网膜对不同波段光线的敏感度和捕获能力，同时将颜色斑块直观投射在四面体颜色空间和罗宾逊投影中，以量化颜色跨度和空间容量等参数，真正实现从动物的视觉角度分析动物体色。

关键词：光纤光谱仪；赤红山椒鸟；四面体颜色空间；罗宾逊投影；视觉模型；紫外光

中图分类号：Q958.1 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2013)06-0564-10

Using spectra and visual modeling to study animal coloration

Can-Chao YANG, Wei LIANG *

Ministry of Education Key Laboratory for Tropical Plant and Animal Ecology, College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158*, China*

Abstract: Animal coloration has many adaptive functions and plays an important role in signal communication both among intra- and interspecies. For example, it has been widely used in mate choice, intrasexual competition, and as aposematic or cryptic coloration in predator avoidance. Many colors and pigments also function in microbial resistance, structural support, photoprotection, and thermoregulation. Differing from human vision, based on RGB system, many other animals have tetrachromatic vision system, which includes the ultraviolet (UV) range that is undetectable by human eyes. Previous studies showed that ultraviolet is important in some species' social signaling and communication. Moreover, cone inner segments of most classes of vertebrate contain an oil droplet, which acts as a cut-off filter absorbing wavelengths below a critical value, and transmitting longer wavelengths. Animal and human vision is significantly different in that the classification of color by human standards may be a misleading for measuring animal coloration. Here, we illuminate how to use fiber spectrophotometer to quantify animal coloration, and analyze it by spectra analysis and visual modeling. As an example, we obtained plumage reflectance spectra from male and female scarlet minivets (*Pericrocotus flammeus*). This bird species is sexually dimorphic that the males have plumage color in black and red, while the females have grey and yellow accordingly. These plumage colors are typically generated from melanin and carotenoid pigments, which have an effect on antioxidant activity. Analysis of spectra segments provides hue, chroma, brightness and relative brightness of each wave range. Visual modeling maps color patches on tetrahedral color space and Robinson projection, meanwhile, calculates color span and color space volume which describe the color contrast and color diversity, respectively. In visual modeling, ambient light irradiance and spectral sensitivity of animal retinas are included, which provides an objective evaluation of coloration of animal vision.

Keywords: Fiber spectrophotometer; *Pericrocotus flammeus*; Tetrahedral color space; Robinson projection; Visual modeling; Ultraviolet

体色是动物的一种重要性状特征。其包含的色素和纳米结构具有很多适应性功能，这主要体现在动物种内的信号交流，如配偶选择和同性竞争（Hill & McGraw, 2006; Protas & Patel, 2008; Safran & McGraw, 2004），以及种间的信息传递，如警戒色和隐蔽色（Hill & McGraw, 2006; Protas & Patel, 2008; Slagsvold et al, 1995）。在许多啮齿目（Rodentia）动物中，体色往往会与生境颜色相匹

收稿日期：2013-05-07；接受日期：2013-08-26

基金项目：国家自然科学基金（31071938，31260514, 31272328）；教育部科学技术研究重点项目（212136）；海南省创新引进集成专项科技合作项目（KJHZ2013-12）

*通信作者 Corresponding author. E-mail: liangwei@hainnu.edu.cn

配，以降低被捕食者发现的风险（Linnen et al, 2009; Nachman et al, 2003; Steiner et al, 2009）。箭毒蛙科（Dendrobatidae）的两栖类体色鲜艳但含有毒液，是一种熟知的警戒色，其体色鲜艳程度与毒性相关（Darst et al, 2006）。体色在鸟类（Aves）中具有重要适应意义，许多鸟类具有明显的性别二态型，雄鸟不但具有鲜艳的羽色，还进化出各种炫耀行为，以向雌鸟充分展示（Hill & McGraw, 2006）。自达尔文时代以来，鸟类羽色成为检验性选择理论的重要模式对象（Darwin, 1871; Andersson, 1994）。鸟类还产各种颜色和斑纹的卵，在反捕食、防止巢寄生和调节胚胎温度等方面具有重要适应意义（Kilner, 2006; Yang et al, 2010b）。昆虫（Insecta）也具有各种体色，而且往往与其栖息生境非常相似，以躲避捕食者的捕食。许多蝴蝶在翅膀上具有不同颜色斑纹的眼斑，有利于在飞行过程中震慑捕食者，从而降低被捕食率（Lyytinen et al, 2003）。此外，动物的体色还具有保护皮肤（Hill & McGraw, 2006; Protas, 2008）、增强结构支撑力（Hill & McGraw, 2006）、抵抗细菌和疾病（Goldstein et al, 2004)以及调节温度（Protas, 2008; Rosenblum et al, 2004)等功能。

研究动物的体色是动物生态学中的一项重要内容。以往研究大多从人类的主观角度对动物体色进行描述和分类，这样可能会导致研究结果的偏差，甚至得出错误的结论（Bennett et al, 1997）。首先，靠人类自定的标准，难以对动物体色进行客观量化；其次，许多动物的视觉系统与人类有很大差异。越来越多的研究表明许多脊椎动物都具有四面体颜色视觉，包括人眼无法探测的紫外光（Honkavaara et al, 2002, 2008; Ventura et al, 1999），这包括绝大部分的鸟类（Bennett & Cuthill, 1994）、许多鱼类[如金鱼（*Garassius auratus*）、孔雀鱼（*Poecilia reticulate*）和多种珊瑚礁鱼类]（Archer & Lythgoe, 1990; Bowmaker et al, 1991; McFarland & Loew, 1994）和爬行类[少数两栖动物如虎螈（*Ambystoma tigrinum*）和多种蜥蜴和龟类]（Bowmaker, 1998; Fleishman et al, 1993; Perry & McNaughton, 1991; Tovée, 1995）、极少数哺乳动物（啮齿类）（Jacobs, 1992; Jacobs & Deegan, 1994），近年来甚至发现一些无脊椎动物（蝴蝶）也具有四面体颜色视觉（Koshitaka et al, 2008）。所以在人类看来同样的颜色，在其他动物看来未必如此，反之亦然。从达尔文时代开始，人们一直寻求有效的科学方法对动物颜色进行分析，最早期人们只对颜色进行描述，计算机的出现使人们可以利用电子图片和图像处理软件对颜色进行量化（Villafuerte & Negro, 1998）。然而这些都是基于人眼为标准，光纤光谱仪的出现实现对不同波段的颜色光谱进行精细量化，包括人眼无法探测的紫外光（Cuthill et al, 2000）。由于不同动物对不同波段的光谱敏感程度不一，近年来基于光谱分析发展的视觉模型是迄今为止最科学和客观的颜色分析方法（Endler & Mielke, 2005）。目前光谱分析和视觉模型主要应用于脊椎动物，特别是鸟类方面的研究。在人眼看来，有些鸟类明显为雌雄异型，而有些则为雌雄同型，然而，利用光谱分析表明许多在人眼看来为雌雄同型的种类，其实为雌雄异型，而且在性选择中许多种类的雌鸟利用紫外光反射强度来评价雄鸟的质量（Hunt et al, 1998; Mahler & Kempenaers, 2002; Mays et al, 2004; Macías-Sánchez et al, 2013）；Yang et al（2013）利用光谱分析和紫外反射光控制实验，揭示两种鹪莺（*Prinia flaviventris* 和 *P. inornata*）利用紫外反射光识别自身的卵色；剑尾鱼属（*Xiphophorus*）的鱼类利用紫外信号进行交流，以避开捕食者墨西哥丽脂鲤（*Astyanax mexicanus*），后者对紫外信号不敏感；Spottiswoode & Stevens（2010）利用视觉模型揭示了寄生织雀（*Anomalospiza imberbis*）的宿主褐头鹪莺（*P. subflava*）利用多种视觉信号识别寄生卵。

本文以赤红山椒鸟（*Pericrocotus flammeus*）为实例，阐述如何利用光纤光谱仪对动物的体色进行量化和分析，以及如何构建迄今最先进的动物视觉模型，对动物的体色进行定量研究。赤红山椒鸟属鸟纲雀形目（Passeriformes）山椒鸟科（Campephagidae），为雌、雄性别二态型鸟类（MacKinnon & Phillipps, 1999)。雄鸟羽毛以黑色和红色为主，而雌鸟则以灰色和黄色为主（图 1)。山椒鸟的羽毛色素是典型的黑色素和类胡萝卜素，也是许多动物产生颜色的主要色素。脊椎动物主要通过摄取食物来进行色素合成（Hill & McGraw, 2006），所以颜色的程度能体现动物的捕食能力；黑色素和类胡萝卜素又是重要的生物抗氧化剂，是决定机体免疫系统和抵抗疾病的重要成分（Alonso-Alvarez et al, 2004; Burton, 1989; Hoekstra, 2006），因此有假说认为动物展示鲜艳的体色与抵抗疾病之间具有权衡性，因为将越多的色素用于抵

抗疾病，能用于展示鲜艳体色的色素就越少；相反，投入越多的色素用于展示体色，则越影响自身的免疫能力（Jawor & Breitwisch, 2003; Peters, 2007）。

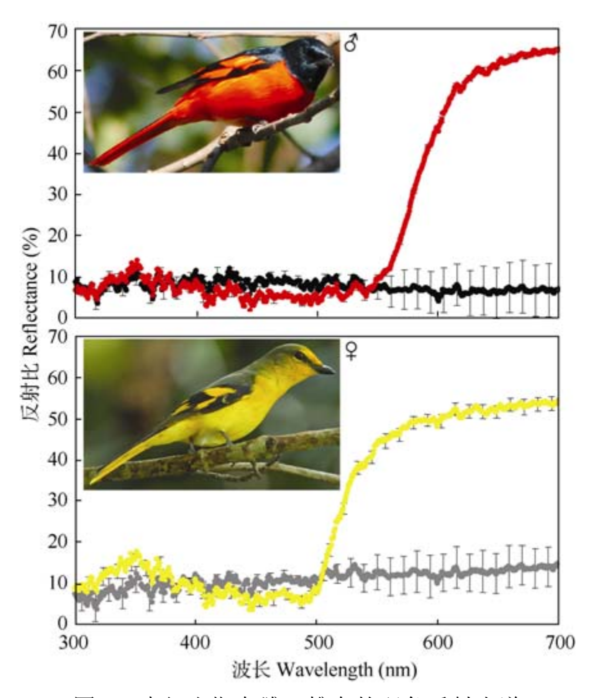


图 1　赤红山椒鸟雌、雄鸟的羽色反射光谱

Figure 1　Plumage reflectance of male and female scarlet minivets (*Pericrocotus flammeus*)

红色和黑色曲线分别代表雄鸟红色和黑色羽，黄色和灰色曲线分别代表雌鸟黄色和黑色羽。雄鸟和雌鸟相片分别由廖晓东和田穗兴拍摄。

Red and black curves refer to red and black plumages of males, respectively. Yellow and grey curves refer to yellow and grey plumages of females, respectively. Male and female photos were taken by Xiao-Dong LIAO and Sui-Xing TIAN, respectively.

1　光谱测量与颜色量化

以荷兰 Avantes 公司生产的 Avaspec-2048 USB2 型光纤光谱仪为例，主要仪器组件为光谱仪主机，配一个卤钨灯光源（Avalight-Hal-S）和反射探头（FCR-7UV200-2-ME），以探头固定器（RPH-1）将探头固定以相对测量表面45º或90º进行反射光谱的测量（Yang et al, 2010a）。两种固定角度都可对动物体色进行测量，用相同角度进行测量的数据可进行比较。探头距离测量部位的距离，在同一研究中需要统一。一般距离测量表面 5 mm，或以光线投射在测量表面形成 1 mm^2 左右的面积为宜。测量时的曝光时间（integration time）要统一设定，曝光时间的长短决定进入探头的光子量，时间越长，进入的光子越多。

本研究以探头距离羽毛表面 45º和距离 5 mm 位置进行反射光谱的测量，曝光时间为 100 ms。探头由双通道光纤线连接光谱仪主机和光源，从光源发出的光线通过测量表面形成反射，再由光谱仪主机对反射光线进行捕获和分析，然后传输到电脑形成数据。测量时要用不透光的遮挡物遮盖测量部位及探头，避免环境光线的影响。体色需要用聚四氟乙烯材料制成的白色漫射板（WS-1）对反射光线的测量进行标准化校正，它能反射所有波长范围 98%以上的光线（Yang et al, 2010a）。用 Ava-Soft 7.0 软件对测量数据进行提取和转化，所提取的光谱范围为 300～700 nm，包括紫外光（300～400 nm）、蓝色光（400～475 nm）、绿色光（475～550 nm）、黄色光（550～625 nm）和红色光（625～700 nm）。本研究测量了山椒鸟雌鸟和雄鸟标本各 10 只，测量的部位包括：山椒鸟头顶部、背部、腹部和翅膀斑块的羽色（图 1）。每个部位随机取测量 2 个位点，分析时每只个体同一颜色的测量数据取其平均值，因此每只雄鸟具有黑色和红色两组数值，每只雌鸟具有灰色和黄色两组数值。

2　光谱的分段分析

通过测量获得的反射光谱如图 1。赤红山椒鸟雄鸟的黑色羽与雌鸟灰色羽的反射曲线相似，都较为平稳，但变异（标准差）较大，雌鸟灰色羽曲线在 500 nm 以后略高于雄鸟黑色羽。雄鸟红色羽和雌鸟黄色羽的反射高峰都位于长波光，但雄鸟拥有更高的红波光放射比和更陡的波形。另外，雌鸟黄色羽在紫外光处具有比雄鸟红色羽较高的波峰。

对于反射曲线，总的反射比代表亮度，根据 Endler（1990）可用如下公式计算：

$$Qt = \sum R(\lambda) \quad (1)$$

其中 R 是某波长 λ 的反射比，Qt 代表反射曲线在 300～700 nm 范围的反射比之和。

各个颜色波段的相对亮度，可以用每个波段的反射比除以总反射比，公式如下：

$$\begin{aligned} U &= Quv/Qt \\ B &= Qb/Qt \\ G &= Qg/Qt \\ Y &= Qy/Qt \\ R &= Qr/Qt \end{aligned} \quad (2)$$

其中，U、B、G、Y、R 分别代表紫外光、蓝色光、

绿色光、黄色光、红色光的相对亮度，*Quv*、*Qb*、*Qg*、*Qy*、*Qr* 分别代表紫外光、蓝色光、绿色光、黄色光、红色光的反射比。

反射曲线的波峰高度代表了色度，即色彩饱和度，其计算公式为：

$$C=\sqrt{(R-G)^2+(Y-B)^2}=\sqrt{LM^2+MS^2} \quad (3)$$

其中 *LM* 代表红色和绿色光的相对反射比差异，*MS* 代表黄色光和绿色光的相对反射比差异。

色调就是俗话所说的颜色，在反射曲线中，不同的波形代表不同的色调，其计算公式为：

$$H=arc\ \mathrm{Sin}\ (MS\ /\ C)=arc\ \mathrm{COS}\ (LM\ /\ C) \quad (4)$$

其中 H 的色调值为一弧度，范围从 0~2π，也可转化为角度，即 0°~360°，在色调的三基色（RGB）系统中，对应的颜色为红色、黄色、绿色、蓝色、紫色再到红色。所以一个颜色的色调数值为沿顺时针从红色（0°）开始旋转的角度。

所计算的颜色参数如表 1。雄鸟红色羽与雌鸟黄色羽在总亮度、色度和色调上都呈极显著差异。其中总亮度和色调上雌鸟黄色羽高于雄鸟红色羽，而色度上则相反。从分段亮度上，蓝色光的相对反射比在雌、雄鸟间无显著差异，紫外光亮度雌鸟高于雄鸟，这是由于雌鸟在紫外光处有较高波峰（图 1）。雄鸟黑色羽和雌鸟灰色羽在色度和绿色光相对亮度上均无显著差异，其他颜色参数则存在极显著差异（表 1）。色调和紫外光亮度这两个参数在雌、雄鸟之间的极显著差异通过图 1 的反射曲线无法直观预测。

表 1　赤红山椒鸟雌、雄鸟间羽色分段光谱的比较

Table 1　Color parameters of spectra segments between male and female scarlet minivets (*Pericrocotus flammeus*)

	雄鸟 Male （*n*=10）	雌鸟 Female （*n*=10）	Statistics	*P*
红色羽 vs.黄色羽 Red vs. Yellow				
总亮度 *Qt*	15557.71±1913.86	18933.33±1864.59	*t*=3.00	0.001**
色调 *H*	27.18±1.96	52.31±1.39	*t*=33.10	<0.001**
色度 *C*	0.55±0.04	0.36±0.02	*t*=−13.36	<0.001**
紫外亮度 *U*	0.09±0.01	0.11±0.02	*t*=2.39	0.03*
蓝色亮度 *B*	0.04±0.01	0.05±0.01	*t*=1.22	0.24
绿色亮度 *G*	0.05±0.01	0.15±0.01	*t*=27.98	<0.001**
黄色亮度 *Y*	0.29±0.01	0.33±0.01	*t*=9.32	<0.001**
红色亮度 *R*	0.53±0.03	0.37±0.02	*t*=−15.7	<0.001**
黑色羽 vs.灰色羽 Black vs. Grey				
总亮度 *Qt*	5106.52±541.12	7494.63±932.34	*t*=7.01	<0.001**
色调 *H*	304.37±8.18	48.86±6.73	*Z*=−3.78	<0.001**
色度 *C*	0.06±0.01	0.06±0.03	*t*=−0.50	0.63
紫外亮度 *U*	0.26±0.01	0.19±0.02	*t*=−10.27	<0.001**
蓝色亮度 *B*	0.21±0.01	0.17±0.02	*t*=−8.29	<0.001**
绿色亮度 *G*	0.20±0.01	0.20±0.01	*t*=0.31	0.76
黄色亮度 *Y*	0.16±0.01	0.21±0.01	*t*=10.58	<0.001**
红色亮度 *R*	0.16±0.01	0.24±0.02	*t*=11.57	<0.001**

*：差异显著; **：差异极显著。

*: Statistically significant; **: Statistically highly significant.

3　视觉模型构建

3.1　原理与公式

人类视觉是基于三基色（RGB）的可见光范围，而许多动物具有四面体颜色系统，包括人眼无法探测的紫外光（图 2）。在动物四面体颜色空间里，*u*、*s*、*m* 和 *l* 分别代表视锥细胞的 4 种颜色信号通道：紫外、短波、中波和长波光；非彩色原点指 4 种颜色信号通道的相对刺激达到平衡时的色点，为中性灰色；视觉空间中的某一颜色点，其颜色可用一矢量球形坐标（θ，φ，r）来代表，其中 θ 和 φ 分别代表色调的可见光（VIS）和紫外光（UV）部分，对应色调经度和纬度；而颜色的色度（即色彩饱和度）r 为该色点到非彩色原点之间的距离（Goldsmith,

1990; Yang et al, 2011, 2012）。

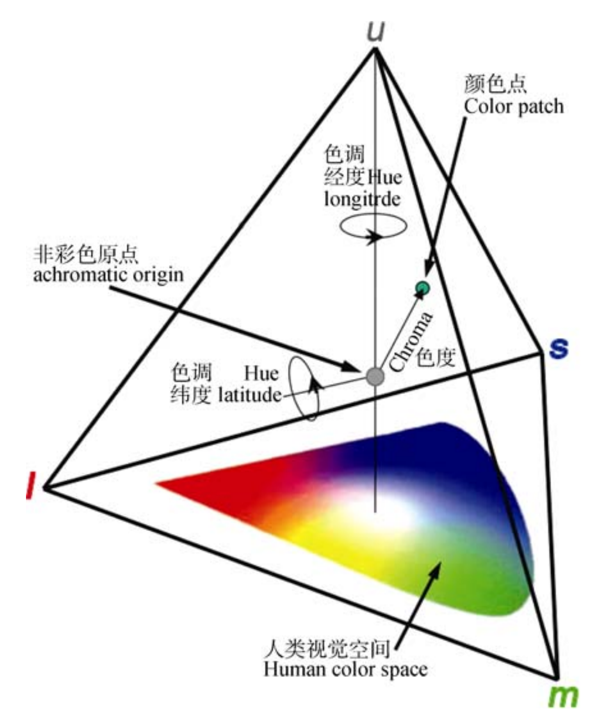


图 2　动物视觉的四面体颜色空间

改自 Endler & Mielke (2005)

Figure 2　A tetrahedral color space of animal vision

(Modified from Endler & Mielke (2005))

在视觉模型的构建中，考虑到环境光线的影响和不同动物的视锥细胞在 4 种颜色信号通道上的敏感度差异（Endler, 1990; Goldsmith, 1990）。一个颜色斑块所发出的某波段光线 λ 到达动物眼睛的光子量可用以下公式计算：

$$Q(\lambda,X)=I(\lambda)R(\lambda)T(\lambda,X)+V(\lambda) \quad (5)$$

其中，X 为颜色斑块距眼睛的距离，I（λ）为照亮颜色斑块的环境光线辐射照度，R（λ）是入射光线在颜色斑块上的反射率，T（λ, X）为颜色斑块通过 X 距离传导到动物眼睛的透射光量，V（λ）指空气中雾和灰尘颗粒反射到动物眼睛的光线。

每个动物个体都生存于某一特定的环境和视觉背景下，由环境和视觉背景发出的辐射光照也会到达动物眼睛，影响动物对颜色的探测。这种辐射照度可用以下公式计算：

$$E(\lambda)=\sum_{P} I(\lambda)R_P(\lambda)T(\lambda,X_P)+V(\lambda) \quad (6)$$

其中，P 代表背景的某种颜色，R_P（λ）是背景颜色的反射光，T（λ, X_P）指背景颜色通过距离 X 传导到达动物眼睛的透射光量。

接着需要考虑到动物眼睛的光感受器，根据 Autrum（1981），一种光感受器 pr 对特定波段光谱的捕获能力用以下公式进行计算：

$$C_{pr}(\lambda)=\frac{A_P T_e(\lambda) T_{or}(\lambda) A_{pr}(1-10^{-\alpha d_{pr} G_{pr}(\lambda)})}{d_n^2} \quad (7)$$

其中，A_P 指动物眼睛的瞳孔面积，T_e（λ）是传导到眼睛的透射光量，T_{or}（λ）是传导到光感受器 pr 油滴的透射光量，A_{pr} 是光感受器的内段横截面积，α 是光感受器外段对特定光谱的吸收能力，d_{pr} 是光感受器外段的长度，G_{pr}（λ）是光感受器 pr 对视觉色素的吸收模板，其计算详见 Govardovskii et al（2000），而 d_n 是眼睛的后节点距离，即眼睛节点到光感受器的焦距。对于许多动物眼睛的光学特性，特别是那些具有油滴和光导向特性的动物，目前尚不是很清楚。公式 7 是对动物光感受器捕获光线的模拟，许多参数在随后的计算中被抵消（Goldsmith, 1990）。

根据公式 5 和 7，一个颜色斑块的辐射光照被光感受器 pr 捕获的总光子量为：

$$Q_{pr}(X)=\int_{300}^{700} Q(\lambda,X)C_{pr}(\lambda)d\lambda \quad (8)$$

相应地，根据公式 6 和 7，环境或背景颜色的辐射光照被光感受器 pr 捕获的总光子量为：

$$Q_{Er}=\int_{300}^{700} E(\lambda)C_r(\lambda)d\lambda \quad (9)$$

综上所述，光感受器 pr 对颜色的刺激输出（stimulation output）可以通过以下公式计算：

$$S_{pr}=c_{pr}\ln(Q_{pr}(X)/Q_{Er}) \quad (10)$$

其中，c_{pr} 是基于神经传导的理化特性，为光感受器外段神经的刺激输出常数，在随后的计算中该参数被抵消。

一个颜色斑块在四面体颜色空间上的分布，是由 u、s、m 和 l 四种颜色通道对应的光感受器刺激输出决定的，其计算公式分别为：

$$\begin{aligned} u &= S_1/\sum S_{pr} \\ s &= S_2/\sum S_{pr} \\ m &= S_3/\sum S_{pr} \\ l &= S_4/\sum S_{pr} \end{aligned} \quad (11)$$

其中，$pr = 1, 2, 3, 4$，分别代表 u、s、m 和 l 四种颜色通道对应的光感受器。

根据这 4 种颜色的刺激输出，可以通过以下公式换算成四面体颜色空间的三维坐标：

$$x=\frac{1-2s-m-u}{2}\sqrt{\frac{3}{2}}$$
$$y=\frac{-1+3m+u}{2\sqrt{2}} \qquad (12)$$
$$z=u-\frac{1}{4}$$

其中，x、y 和 z 为三维空间的直角坐标。

色度为颜色信号的强度，代表视锥细胞间刺激程度的差异，为某颜色斑块色点到非彩色原点的欧几里得距离（euclidean distance）：

$$r=D_T=\sqrt{x^2+y^2+z^2} \qquad (13)$$

以上公式所涉及的反射光、透射光、辐射光照都可通过光谱仪的不同测量模式进行量化。本研究设定公式 5 中 $T(\lambda, X) = 1$，$V(\lambda) = 0$，即在晴天无雾的环境下，颜色斑块反射的光线都能到达动物的眼睛。用 UVS 类型的鸟类视网膜平均光敏感度曲线来代表山椒鸟光感受器对 4 种颜色信号通道的敏感度（Yang et al, 2012）。

3.2　四面体颜色空间与罗宾逊投影

根据以上公式计算出来的 4 种视锥细胞相对刺激比如表 2，用编程和构图软件 Matlab 将其转换为直角坐标，并投射到四面体颜色空间（图 3），表明赤红山椒鸟雌、雄鸟之间的体色分布完全分离。雄鸟黑色羽和雌鸟灰色羽靠近四面体的非彩色原点，说明其色度较低，分别为 0.051 ± 0.011 和 0.065 ± 0.022，两者差异不显著（$t = -1.75$, $df = 18$, $P = 0.097$, independent samples t-Test）。雄鸟红色羽的色度则极显著高于雌鸟黄色羽（0.423 ± 0.033 vs. 0.291 ± 0.020, $t = 10.94$, $df = 18$, $P < 0.001$）。很明显，雄鸟红色羽和雌鸟黄色羽在四面体颜色空间中分别位于红色光和黄色光区域（图 3）。

色调由四面体颜色空间中的经度和纬度决定，可用类似地球经纬度的球面体（罗宾逊投影）来反映颜色的色调，其优点是能独立于色度之外比较颜色的色调（Yang et al, 2010b, 2012）。赤红山椒鸟羽色在罗宾逊投影上的二维分布如图 4，色调弧度 θ 和 φ 分别为色点与三维直角坐标系 x 和 z 轴的夹角。雄鸟红色羽与雌鸟黄色羽的色调变异小而集中，且两者完全分离；雄鸟黑色羽与雌鸟灰色羽的色调变异大而分散，两者间的分离也很大；前者的色调分布位于北半球，而后者都位于南半球，表明雄鸟黑色羽在紫外光色调上明显高于雌鸟灰色羽，而这些色调差异的程度在图 3 的四面体颜色空间中则无法表现。

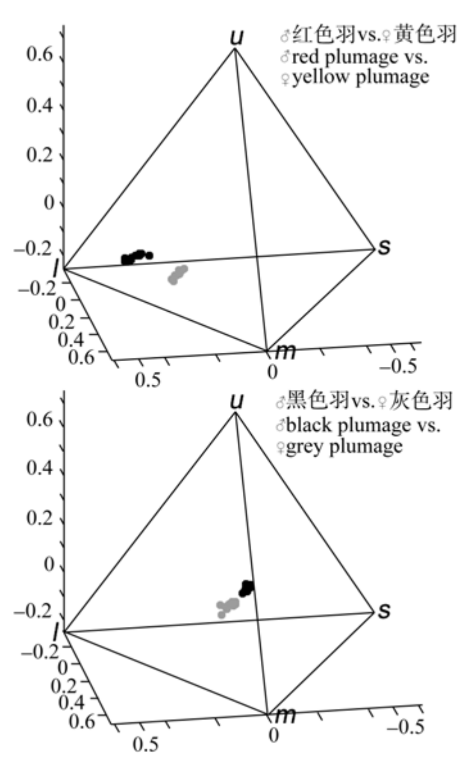


图 3　赤红山椒鸟雌、雄鸟羽色在四面体颜色空间的分布

Figure 3　Distributions of the plumage colors of male and female scarlet minivets (*Pericrocotus flammeus*) in tetrahedral color spaces

黑色和灰色点分别代表雄鸟和雌鸟

Black and grey circles refer to male and female, respectively.

3.3　颜色跨度和空间容量

通过视觉模型，还可以计算动物颜色的跨度（color span）和空间容量（color space volume）。颜色跨度指两个颜色斑块之间的对比度，以两者间欧几里得距离的差异表示，即：

$$\Delta_T=\sqrt{(x_a-x_b)^2+(y_a-y_b)^2+(z_a-z_b)^2} \qquad (14)$$

其中，a 和 b 代表进行比较的两个颜色斑块。

对于任一鸟种的羽色，可计算每两个测量斑块之间的颜色跨度，得出平均颜色跨度和颜色跨度变异。本研究中计算出的雄鸟平均颜色跨度及其变异分别为 2.63×10^{-1} 和 4.66×10^{-2}，雌鸟则分别为 1.43×10^{-1} 和 1.07×10^{-2}。

表 2 基于视觉模型的赤红山椒鸟羽色参数

Table 2 Color parameters of scarlet minivets (*Pericrocotus flammeus*) based on visual modeling

	视锥细胞相对刺激比（%） Relative stimulation of color cones（%）				色调 （弧度） Hue （radians）		色度 Chroma （*r*）
	u	*s*	*m*	*l*	*θ*	*φ*	
雄性 Male （*n*=10）							
黑色羽 Black plumage	0.26	0.28	0.25	0.21	3.08	0.15	0.05
	0.28	0.28	0.23	0.21	−3.01	0.55	0.05
	0.25	0.27	0.25	0.22	2.99	−0.02	0.03
	0.26	0.28	0.25	0.21	3.04	0.27	0.04
	0.27	0.28	0.24	0.21	−3.03	0.51	0.05
	0.28	0.29	0.23	0.20	−2.98	0.45	0.07
	0.27	0.29	0.24	0.20	−3.10	0.30	0.06
	0.25	0.29	0.24	0.21	−2.99	0.05	0.05
	0.28	0.28	0.23	0.21	−3.01	0.66	0.05
	0.29	0.28	0.23	0.20	−3.00	0.62	0.06
红色羽 Red plumage	0.09	0.06	0.37	0.48	−0.36	−0.34	0.44
	0.10	0.06	0.37	0.46	−0.39	−0.37	0.45
	0.10	0.07	0.37	0.46	−0.39	−0.34	0.46
	0.12	0.07	0.36	0.45	−0.39	−0.34	0.40
	0.11	0.06	0.38	0.46	−0.38	−0.34	0.40
	0.12	0.07	0.36	0.44	−0.37	−0.33	0.40
	0.10	0.06	0.36	0.47	−0.36	−0.36	0.44
	0.13	0.08	0.36	0.43	−0.28	−0.35	0.36
	0.08	0.06	0.38	0.48	−0.35	−0.36	0.46
	0.08	0.06	0.38	0.48	−0.39	−0.34	0.42
雌性 Female （*n*=10）							
灰色羽 Grey plumage	0.17	0.22	0.29	0.31	0.30	−0.92	0.10
	0.21	0.20	0.29	0.30	0.42	−0.47	0.08
	0.20	0.23	0.28	0.29	0.32	−0.88	0.07
	0.22	0.25	0.26	0.27	0.25	−1.19	0.04
	0.21	0.23	0.28	0.28	0.57	−0.83	0.05
	0.22	0.25	0.27	0.26	1.08	−1.17	0.04
	0.19	0.23	0.28	0.29	0.38	−0.98	0.07
	0.21	0.26	0.27	0.27	0.99	−1.47	0.05
	0.20	0.25	0.27	0.27	0.80	−1.31	0.05
	0.17	0.22	0.29	0.31	0.30	−0.92	0.10
黄色羽 Yellow plumage	0.11	0.05	0.16	0.68	0.32	−0.52	0.28
	0.09	0.06	0.15	0.70	0.27	−0.54	0.32
	0.09	0.05	0.14	0.71	0.31	−0.52	0.29
	0.12	0.08	0.16	0.64	0.30	−0.54	0.29
	0.12	0.07	0.16	0.65	0.30	−0.47	0.28
	0.12	0.07	0.17	0.65	0.33	−0.50	0.30
	0.10	0.05	0.17	0.68	0.32	−0.49	0.27
	0.13	0.07	0.20	0.60	0.26	−0.52	0.30
	0.09	0.04	0.17	0.71	0.34	−0.48	0.26
	0.11	0.07	0.16	0.67	0.28	−0.57	0.32

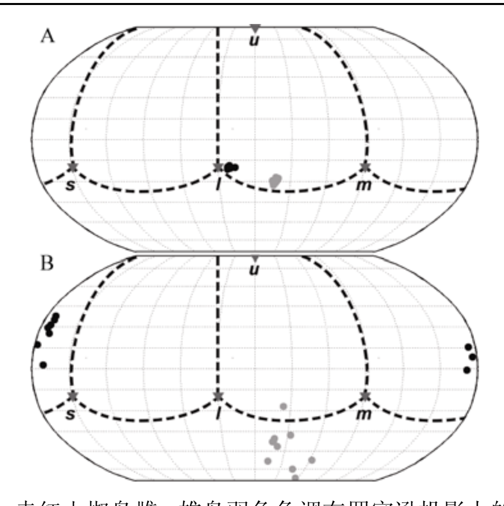


图 4　赤红山椒鸟雌、雄鸟羽色色调在罗宾逊投影上的分布
Figure 4　Distributions of plumage color hues of male and female (*Pericrocotus flammeus*) in Robinson projections
三角形所示为四面体的 4 个至高点 *u*、*s*、*m* 和 *l*；A 代表雌雄鸟黄色羽和红色羽的比较，B 代表雌雄鸟灰色羽和黑色羽的比较；黑色和灰色点分别代表雄鸟和雌鸟。
Triangles indicate the *u*, *s*, *m* and *l* vertices of the tetrahedron. A refers to the comparison of red and yellow plumages between male and female. B refers to the comparison of black and grey plumages between male and female. Black and grey circles refer to male and female, respectively.

颜色空间容量代表一种鸟类的羽色多样性，是鸟类各部分羽色斑块占四面体颜色空间的总体积，基于最小凸多边形的体积进行计算。最小凸多边形法(MCP）(Mohr, 1947）的基本计算公式为：

$$A=\frac{x_1(y_n-y_2)+\sum_{i=2}^{n-1}x_i(y_{i-1}-y_{i+1})+x_n(y_{n-1}-y_1)}{2} \quad (15)$$

其中，$i = 1, 2, ..., n$ 代表各个颜色斑块。

颜色跨度是线性参数，而颜色空间容量是三维参数，所以颜色种类少。但不同颜色之间差异大的动物，具有较高的颜色跨度和较小的颜色空间容量；相反，如果动物所含的颜色种类多，但不同颜色之间差异小，则具有较低的颜色跨度和较高的颜色空间容量。本研究中山椒鸟雄鸟和雌鸟的颜色空间容量分别为 7.33×10^{-4} 和 3.71×10^{-4}。以上两个参数不适于具体某两个颜色斑块的比较，而是用于比较不同的性别或两种不同的动物之间的总体颜色。所以，要使用颜色跨度和空间容量，在测量光谱时应该首先对研究对象的整体颜色进行分层随机取样，这样得出的结果才能较好地代表动物个体的整体颜色。

4　结　语

光纤光谱仪很好地实现了对动物体色的量化，包括人眼无法探测的紫外光部分，使研究较客观地评价动物体色。通过颜色的反射光谱图可直接获得一定的信息，因为反射总比率代表亮度，而波形和波峰的高低则分别与色调和色度相关。然而，仍有许多信息无法直接从反射光谱图中获得，需要通过分段光谱分析或视觉模型构建来进行提取。视觉模型考虑到环境光线的影响，以及动物眼睛光感受器对光线的捕获能力，能模拟动物的视觉角度分析动物体色。以往研究发现，紫外光在许多动物的信息传递和交流中扮演重要作用，即使在可见光部分，有些动物对某个波段的光也比人类更为敏感（Bennett et al, 1997; Honkavaara et al, 2002），因此视觉模型在动物体色研究中具有重要作用。但其计算较为复杂，而且对计算机编程和构图具有一定要求，建议用公式 1—4 来量化动物体色，有条件时可通过构建视觉模型来分析动物体色。需要注意的是，视觉模型需要考虑动物光感受器对 4 种颜色信号通道的敏感度，显然这在不同动物之间是有差异的，迄今只有少部分动物具有这方面的信息（Blough, 1957; Baylor & Fettiplace, 1975; Hart et al, 1998; Robinson et al, 1993）。此外，不是所有的动物都具有紫外光探测能力，所以研究人员要根据实际情况，选择适合自己研究对象的分析方法。

致 谢　中国科学院昆明动物研究所为本项研究提供大力支持和帮助。杨晓君研究员、董峰博士和吴俊秋协助标本光谱测量；廖晓东和田穗兴分别提供赤红山椒鸟雄鸟和雌鸟照片。谨致谢意。

参考文献：

Alonso-Alvarez C, Bertrand S, Devevey G, Gaillard M, Prost J, Faivre B, Sorci G. 2004. An experimental test of the dose-dependent effect of carotenoids and immune activation on sexual signals and antioxidant activity. *The American Naturalist,* **164**(5): 651-659.

Andersson MB. 1994. Sexual Selection. Princeton: Princeton Uni. Press.

Archer SN, Lythgoe JN. 1990. The visual pigment basis of cone

polymorphism in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Vision Research,* **30**: 225-233.

Autrum H, Jung R, Loewenstein WR, MacKay DM, Teuber HL. 1981. Handbook of Sensory Physiology. New York: Springer-Verlang.

Baylor DA, Fettiplace R. 1975. Light path and photon capture in turtle photoreceptors. *Journal of Physiology,* **248**: 433-464.

Bennett ATD, Cuthill IC. 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research,* **34**(11): 1471-1478.

Bennett ATD, Cuthill IC, Partridge JC, Lunau K. 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **94**(16): 8618-8621.

Blough DS. 1957. Spectral sensitivity in the pigeon. *Journal of the Optical Society of America A,* **47**(9): 827-833.

Bowmaker JK. 1998. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye,* **12**(3B): 541-547.

Bowmaker JK, Thorpe A, Douglas RH. 1991. Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Research,* **31**(3): 349-352.

Burton GW. 1989. Antioxidant action of carotenoids. *The Journal of Nutrition,* **119**(1): 109-111.

Cuthill IC, Partridge JC, Bennett ATD, Church SC, Hart NS, Hunt S. 2000. Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior,* **29**: 159-214.

Darst CR, Cummings ME, Cannatella DC. 2006. A mechanism for diversity in warning signals: Conspicuousness versus toxicity in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **103**(15): 5852-5857.

Darwin C. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London: John Murray.

Endler JA. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society,* **41**(4): 315-352.

Endler JA, Mielke PW. 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society,* **86**(4): 405-431.

Fleishman LJ, Loew ER, Leal M. 1993. Ultraviolet vision in lizards. *Nature,* **365**(6445): 397.

Goldsmith TH. 1990. Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *The Quarterly Review of Biology,* **65**(3): 281-322.

Goldstein G, Flory KR, Browne BA, Majid S, Ichida JM, Burtt EH. 2004. Bacterial degradation of black and white feathers. *The Auk,* **121**(3): 656-659.

Govardovskii VI, Fythrquist N, Reuter T, Kuzmin DG, Donner K. 2000. In search of the visual pigment template. *Visual Neuroscience,* **17**(4): 509-528.

Hart NS, Partridge JC, Cuthill IC. 1998. Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptor distribution in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *The Journal of Experimental Biology,* **201**(9): 1433-1446.

Hill GE, McGraw KJ. 2006. Bird Coloration: Function and Evolution. Cambridge: Harvard University Press.

Hoekstra HE. 2006. Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. *Heredity,* **97**(3): 222-234.

Honkavaara J, Aberg H, Viitala J. 2008. Do house mice use UV cues when foraging? *Journal of Ethology,* **26**(3): 339-345.

Honkavaara J, Koivula M, Korpimäki E, Siitari H, Viitala J. 2002. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos,* **98**(3): 505-511.

Hunt S, Bennett ATD, Cuthill IC, Griffiths R. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* **265**(1395): 451-455.

Jacobs GH. 1992. Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist,* **32**(4): 544-554.

Jacobs GH, Deegan JF II. 1994. Sensitivity to ultraviolet light in the gerbil (*Meriones unguiculatus*): characteristics and mechanisms. *Vision Research,* **34**(11): 1433-1411.

Jawor JM, Breitwisch R. 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk,* **120**(2): 249-265.

Kilner RM. 2006. The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews,* **81**(3): 383-406.

Koshitaka H, Kinoshita M, Vorobyev M, Arikawa K. 2008. Tetrachromacy in a butterfly that has eight varieties of spectral receptors. *Proceedings of the Roy Society B: Biological Sciences,* **275**(1637): 947-954.

Linnen CR, Kingsley EP, Jensen JD, Hoekstra HE. 2009. On the origin and spread of an adaptive allele in deer mice. *Science,* **325**(5944): 1095-1098.

Lyytinen A, Brakefield PM, Mappes J. 2003. Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos,* **100**(2): 373-379.

Macías-Sánchez E, Martínez JG, Avilés JM, Soler M. 2013. Sexual differences in colour and size in the great spotted cuckoo *Clamator glandarius*. *Ibis,* **155**(3): 605-610, doi:10.1111/ibi.12045.

MacKinnon J, Phillipps K. 1999. A Field Guide to the Birds of China. Oxford: Oxford University Press.

Mahler B, Kempenaers B. 2002. Objective assessment of sexual plumage dichromatism in the Picui dove. *Condor,* **104**(2): 248-254.

Mays HL Jr, McGram KJ, Ritchision G, Cooper S, Rush V, Parker RS. 2004. Sexual dichromatism in the yellow-breasted chat *Icteria virens*: spectrophotometric analysis and biochemical basis. *Journal of Arian Biology,* **35**(2): 125-134.

McFarland WN, Loew ER. 1994. Ultraviolet visual pigments in marine fishes of the family pomacentridae. *Vision Research,* **34**(11): 1393-1396.

Mohr CO. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist,* **37**(1): 223-249.

Nachman MW, Hoekstra HE, D'Agostino SL. 2003. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **100**(9): 5268-5273.

Perry RJ, McNaughton PA. 1991. Response properties of cones from the retina of the tigar salamander. *The Journal of Physiology,* **433**: 561-587.

Peters A. 2007. Testosterone and carotenoids: An integrated view of trade-offs between immunity and sexual signalling. *BioEssays,* **29**(5): 427-430.

Protas ME, Patel NH. 2008. Evolution of coloration patterns. *Annual*

Review of Cell and Developmental Biology, **24**(1): 425-446.

Robinson J, Schmitt EA, Hárosi FI, Reece RJ, Dowling JE. 1993. Zebrafish ultraviolet visual pigment: Absorption spectrum, sequence, and localization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **90**(13): 6009-6012.

Rosenblum EB, Hoekstra HE, Nachman MW. 2004. Adaptive reptile color variation and the evolution of the *Mc1r* gene. *Evolution,* **58**(8): 1794-1808.

Safran RJ, McGraw KJ. 2004. Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behavioral Ecology,* **15**(3): 455-461.

Slagsvold T, Dale S, Kruszewicz A. 1995. Predation favours cryptic coloration in breeding male pied flycatchers. *Animal Behaviour,* **50**(4): 1109-1121.

Spottiswoode CN, Stevens M. 2010. Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **107**(19): 8672-8676.

Steiner CC, Römpler H, Boettger LM, Schöneberg T, Hoekstra HE. 2009. The genetic basis of phenotypic convergence in beach mice: similar pigment patterns but different genes. *Molecular Biology and Evolution,* **26**(1): 35-45.

Tovée MJ. 1995. Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. *Trends in Ecology and Evolution,* **10**(11): 455-460.

Ventura DF, Souza De JM, Devoe RD, Zana Y. 1999. UV responses in the retina of the turtle. *Visual Neuroscience,* **16**(2): 191-204.

Villafuerte R, Negro JJ. 1998. Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecology Letters,* **1**(3): 151-154.

Yang C, Cai Y, Liang W. 2010a. Brood parasitism and egg mimicry on brownish-flanked bush warbler (*Cettia fortipes*) by lesser cuckoo (*Cuculus poliocephalus*). *Zoological Research,* **31**(5): 555-560.

Yang C, Cai Y, Liang W. 2011. Visual modeling reveals cryptic aspect in egg mimicry of Himalayan cuckoo (*Cuculus saturatus*) on its host Blyth's leaf warbler (*Phylloscopus reguloides*). *Zoological Research,* **32**(4): 451-455.

Yang C, Antonov A, Cai Y, Stokke BG, Moksnes A, Røskaft E, Liang W. 2012. Large hawk-cuckoo *Hierococcyx sparverioides* parasitism on the Chinese babax *Babax lanceolatus* may be an evolutionarily recent host-parasite system. *Ibis,* **154**(1): 200-204.

Yang C, Wang L, Hsu Y-C, Antonov A, Moksnes A, Røskaft E, Liang W, Stokke BG. 2013. UV reflectance as a cue in egg discrimination in two *Prinia* species exploited differently by brood parasites in Taiwan. *Ibis,* **155**(3): 571-575.

Yang C, Liang W, Cai Y, Shi S, Takasu F, Møller AP, Antonov A, Fossøy F, Moksnes A, Røskaft E, Stokke BG. 2010b. Coevolution in action: Disruptive selection on egg colour in an avian brood parasite and its host. *PLoS ONE,* **5**(5): e10816. doi:10.1371/journal.pone.0010816.